广西北部湾海域织锦巴非蛤卵巢发育、卵子及卵黄发生的研究

摘要: 本研究采用解剖观察、卵巢组织切片和透射电镜技术对广西北部湾海域织锦巴非蛤（*Paphia textile*）的卵巢发育、卵子发育及卵黄粒合成过程及特点进行探讨。结果表明，织锦巴非蛤在 1 周年内具有 1 个繁殖周期，将卵巢发育时期划分为增殖期（5 月—7 月）、生长期（7 月—9 月）、成熟期（9 月—11 月）、排放期（11 月—翌年 1 月)、休止期（翌年 1 月—4 月）共 5 个时期。根据织锦巴非蛤卵子发育的相关特点，可将其划分 4 个主要阶段，第一阶段为卵原细胞，第二阶段为小生长期卵母细胞，第三阶段为大生长期卵母细胞，第四阶段为成熟卵子。根据透射电镜观察织锦巴非蛤卵黄的合成，可将卵黄的合成分为卵黄合成前期、卵黄合成期、卵黄合成后期共 3 个主要时期，其中卵黄合成期是卵黄粒生成的重要时期，在此期线粒体、内质网、高尔基体、溶酶体等细胞器通过不同的方式合成卵黄粒。此外，海区水温与织锦巴非蛤卵巢发育密切相关，是影响织锦巴非蛤卵巢发育的重要因素。广西北部湾海域织锦巴非蛤为雌雄异体，未发现有雌雄同体现象。研究结果为织锦巴非蛤的繁殖生物学、人工繁育、养殖及种质资源保护和利用等提供基础资料。
关键词: 织锦巴非蛤；卵巢发育；卵子发生；超微结构；组织切片观察

Ovarian development, oocyte and yolk production of the *Paphia textile* in Beibu Gulf, Guangxi

XU Bingjie[1,2], LIU Yiming[1,2], LIAN Changpeng[1,2], WU Tao[1,2], PAN Ying[1,2]
1. College of Animal Science and Technology, Guangxi University, Nanning 530004, China
2. Key Laboratory of Aquatic Healthy Breeding and Nutrition Regulation of Guangxi Universities, Nanning 530004, China

Abstract: In this study, ovarian development, reproductive cycle, egg development and its ultrastructure of the *Paphia textile* in the Beibu Gulf of Guangxi were investigated using anatomical observation, ovarian tissue sectioning and transmission electron microscopy techniques. The results showed that *P. textile* has one reproductive cycle in one year, and the ovarian development of *P. textile* can be divided into five stages: proliferation period (May to July), growth period (July to September), maturity period (September to November), emission period (November to January of the next year), and rest period (January to April of the next year). According to the relevant characteristics of the egg development of *P. textile*, it can be divided into four main stages: the first stage is the oocytes stage, the second stage is the small growing oocytes stage, the third stage is the big growing oocytes stage, and the fourth stage is the mature oocytes stages. According to the transmission electron microscope observation of the vitellogenesis of *P. textile*, the genesis of the egg can be divided into three main stages: the prophase of vitellogenesis, the phase of vitellogenesis, and the anaphase of vitellogenesis. The phase of vitellogenesis is an important stage of vitellogenesis, during which mitochondria, endoplasmic reticulum, golgiosome, lysosomes and other organelles form yolk granule in different ways. The water temperature in the sea area was closely related to the ovarian development of *P. textile* and was an important factor affecting the ovarian development of *P. textile*. *P. textile* is hermaphroditic, and no hermaphroditism has been found. The results of the study provide providing basic data for reproductive biology, artificial breeding, breeding and germplasm resources protection of *P. textile*.
Key words: *Paphia textile*; Ovarian development; Oogenesis; Ultrastructure; Histological section observation

织锦巴非蛤（*Paphia textile*）隶属软体动物门（Mollusca）、瓣鳃纲（Lamellibranchia）、帘蛤目（Veneroida）、帘蛤科（Veneridae）、巴非蛤属（*Paphia*），主要分布于中国广东、广西、香港和海南，马来西亚亦有分布（徐凤山 等，2008）。织锦巴非蛤为埋栖型双壳贝类，主要生活在潮间带至低潮区。在广西、广东沿海等地素有“花甲王”的美称，是一种经济价值较高的贝类，目前市场上价格可达 100~150 元/kg。因其个体较大、味道鲜美、营养价值高、耐储存运输等优点，深受广大消费者喜爱。近年来织锦巴非蛤养殖面积逐年增加，海区底播和海上吊养是织锦巴非蛤目前主要的养殖方式，其中海上吊养比围网底播养殖效果更好（邹杰 等，2019；刘海娟 等，2022）。目前国内外对织锦巴非蛤相关研究集中在环境胁迫（粟志民 等，2011；吴加莹 等，2022），形态性状（赖胜琪 等，2022；翟子钦 等，2022）、转录组与分子标记（曾庆民

基金项目：广西创新驱动发展专项(AA19254032)
作者简介：
通讯作者：
Foundation item：Supported by the Guangxi Innovation Driven Development Project (AA19254032)
Corresponding author：

等，2022；Chen et al，2016）、摄食与营养（邓正华 等，2022；李庆昌 等，2016）、人工苗种培育与养殖（邹杰 等，2019；刘海娟 等，2022；Chen et al，2021）等方面。

雌性动物的卵巢是决定繁殖性能重要器官，卵巢发育直接关系到卵子发生、排卵以及雌激素分泌（Aegerter et al，2004）。在双壳贝类中，卵巢发育、卵子发生是其生活史中重要的生命活动之一，也是受精生物学的重要内容（闻海波 等，2020）。卵巢发育历经较长时间，影响双壳贝类性腺发育的主要环境因素为水温、盐度以及饵料丰度等，水温被认为是促进性腺成熟的重要因素（巫旗生等，2017；Liu et al，2010）。卵黄粒合成是卵子发育的重要内容，卵子在发育过程中线粒体、高尔基体、溶酶体等细胞器位置、大小、形状都为划定卵黄合成分期的重要依据。研究表明卵黄粒可以自身合成，也可以异源合成，卵黄合成过程中会伴随能量吸收和储备等活动，这对卵子的组织构成、能量供应及遗传信息表达等具有重要作用（顾海龙 等，2013；Yurchenko et al，2019；Qin et al，2021）。目前国内外学者已对长牡蛎（*Crassostrea gigas*）（吕敏 等，2022）、钝缀锦蛤（*Tapes conspersus*）（巫旗生 等，2017；连昌朋 等，2022）、偏顶蛤（*Modiolus modiolus*）（宁军号 等，2015），薄片镜蛤（*Dosinia laminate*）（Nie et al，2016）等双壳贝类进行卵巢发育相关研究，以及泥蚶（*Tegillarca granosa*）（顾海龙 等，2013）、紫贻贝（*Mytilus galloprovincialis*）（Agnese et al，2013）等双壳贝类进行了卵子发生、卵黄合成研究。迄今，对广西北部湾海域织锦巴非蛤卵巢发育、卵子发生和卵黄合成过程尚未见报道。本研究通过织锦巴非蛤卵巢组织学和卵黄合成超微结构观察，阐述织锦巴非蛤的卵巢发育、卵子发生和卵黄合成特点，以期为织锦巴非蛤繁殖生物学、人工育苗、养殖及种质资源保护提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2020 年 11 月—2021 年 10 月份，每月挑选活力较好、壳形正常、无损伤的 2~3 龄织锦巴非蛤 20 个个体，样本采集于广西北海营盘镇海域的野生群体，采样总数为 240 个。雌性占比为 52.50%，雄性占比 47.50%，雌雄性比约为 1.11:1，未发现雌雄同体的个体。织锦巴非蛤平均壳长（62.73±5.39）mm，平均壳宽（23.45±2.62）mm，平均壳高（36.90±3.41）mm，平均软体质量（8.59±2.99）g，平均全湿质量（40.05±11.90）g。

1.2 方法

1.2.1 样本测量　用数显游标卡尺（精度为 0.02 mm）分别测量织锦巴非蛤壳长、壳宽、壳高；用电子天平（精度为 0.01 g）称量织锦巴非蛤的全湿质量、软体质量、性腺质量。

1.2.2 组织切片的制作与观察　对每个月采集的样本测量后进行解剖观察，剪刀和镊子剪取 2~3 g 卵巢的组织块，放入 Bouin’s 液在常温下固定 24 h，送往广西医科大学医学实验中心进行制样。制样步骤首先用 70%酒精置换 Bouin’s 液，70%、80%、95%和 100%的酒精依次进行 2 次梯度脱洗，脱水后的卵巢组织先放入无水乙醇与二甲苯混合溶液中，30 min 后放入二甲苯溶液中。采用石蜡渗透包埋，切片厚度为 4~6 μm，再进行 H-E 染色、中性树脂封片。尼康显微镜（Nikon Eclipse E 100）和奥林巴斯正置生物显微镜（Olympus BX63）进行组织切片观察拍照。

1.2.3 透射电镜制样与观察　解剖剪和镊子剪取约 1~2 g 的卵巢组织，放入装有 2.5%戊二醛 EP 管中，室温下固定 2 h，转移至 4℃冰箱保存过夜，次日将卵巢组织切割成 1 mm^3 组织块，转移至新的装有 2.5%戊二醛 EP 管中，送至武汉赛维尔生物科技公司进行后续制样。后续制样步骤将过夜的样品使用 0.1%磷酸缓冲液分 3 次漂洗样品，每次漂洗 15 min，酒精-丙酮溶液依次进行梯度脱水和漂洗。Epon812 环氧树脂进行渗透、包埋，Leica UC7 型超薄切片机进行超薄切片，醋酸铀饱和枸橼酸铅溶液进行双重染色，HI7800 型透射电子显微镜上进行观察并拍照。

2 结果与分析

2.1 织锦巴非蛤卵巢发育分期

根据双壳贝类不同时期的卵巢分期，结合织锦巴非蛤卵巢组织切片观察的雌性生殖细胞发育规律、不同发育时期卵细胞在滤泡中所占比例、结缔组织面积占比变化等相关特点，将织锦巴非蛤的卵巢发育划分为 I 期

（增殖期）、Ⅱ期（生长期）、Ⅲ期（成熟期）、Ⅳ期（排放期）、Ⅴ期（休止期）5 个时期，每个时期的特征如图 1 所示。

2.1.1 Ⅰ期（增殖期）　此期在织锦巴非蛤足部处可观察有线条状、颜色较浅的卵巢，卵巢组织切片下观察出现少量生殖滤泡。开始时范围较小，呈长条状，滤泡中开始有少量生殖细胞的空腔出现，大部分为卵原细胞，附在滤泡壁上，此阶段滤泡内细胞染色程度较浅。在卵巢中结缔组织占据范围较大，随着卵巢发育，生殖滤泡体积变大、数量增多，结缔组织面积开始减少（图 1-a）。

2.1.2 Ⅱ期（生长期）　此期卵巢略有饱满状，卵巢表面淡黄色线条状颜色加深。在组织切片中卵巢中生殖滤泡体积扩大，各滤泡形状和大小不均一，滤泡连接在一起形成团状结构，滤泡组织向四周扩散，结缔组织大面积减少。此期卵细胞处于小生长期卵母细胞，可见部分卵母细胞用尾柄与滤泡壁相连，呈葡萄状或梨状。后期卵母细胞体积变大，卵母细胞的一端逐渐突向滤泡腔中，同时有少量已成熟的卵子分布在滤泡中央（图 1-b）。

2.1.3 Ⅲ期（成熟期）　此期卵巢的饱满度最高，卵巢表明呈现橘黄色光泽，卵巢组织面积最大，并延伸至足部。组织切片观察表明，此期卵巢的滤泡极为发达，滤泡数量多，结缔组织在滤泡连接处基本消失，滤泡连接成一个类似网状结构。卵巢滤泡中卵母细胞基本已成熟，大部分卵细胞脱离滤泡壁，附在滤泡壁上的卵子柄断裂，进入滤泡腔中。成熟卵细胞密集地挤压在滤泡中，有的被挤压变形，卵母细胞此时染色最深，在光镜下可清晰观察到细胞核等结构，成熟卵子的核膜清晰、核仁明显（图 1-c）。

2.1.4 Ⅳ期（排放期）　此期织锦巴非蛤卵巢的饱满度下降，橘黄色卵巢随着卵子的排放而逐渐变淡。此时卵巢已经成熟，卵子开始大量排放。随着卵子排放，滤泡逐渐变为空腔。空腔的滤泡壁开始萎缩变薄，滤泡壁破裂，有些滤泡中有少量未发育成熟卵细胞或者未及时排除的卵细胞。至排放期后期后，滤泡开始萎缩、破碎，未及时排出的卵细胞逐渐被自融或被吸收，结缔组织开始大量生成，卵巢开始退化（图 1-d）。

2.1.5 Ⅴ期（休止期）　此期卵巢消瘦，此时饱满度最低，卵巢颜色从橘黄色褪去，卵巢开始退化。组织切片观察中卵巢面积占比很少，生殖滤泡转变为大空腔，呈不规则形状。有些滤泡内有少量未完全吸收的残留卵细胞，结缔组织开始生长，逐渐填满滤泡空腔，占据卵巢的大部分，结束一轮生殖周期。此时不可通过织锦巴非蛤卵巢的颜色特征辨别性别（图 1-e）。

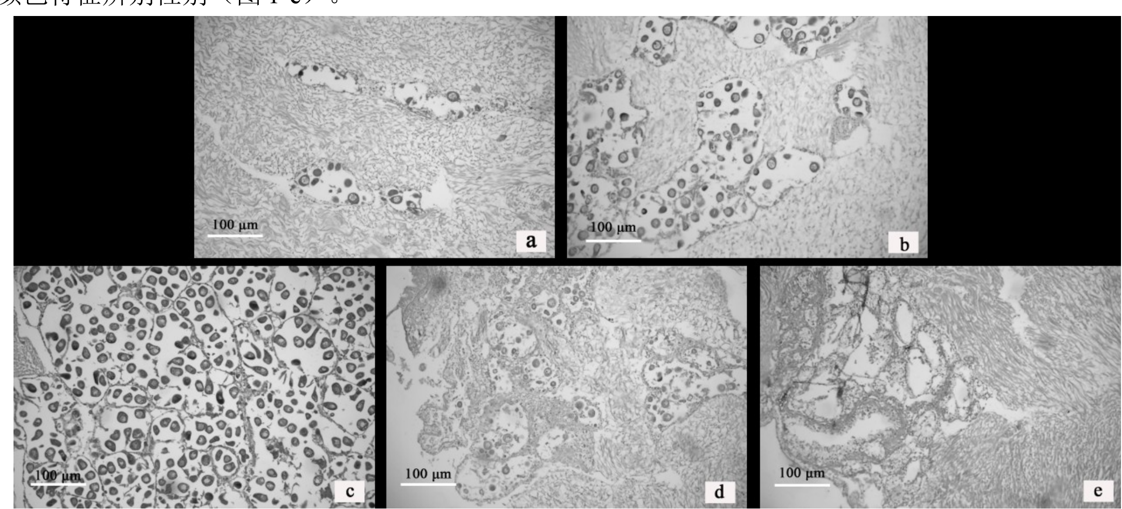


图 1 织锦巴非蛤卵巢不同发育时期的组织切片
a. 增殖期; b. 生长期; c. 成熟期; d. 排放期; e. 休止期
Fig. 1 Histological section of different gonadal development stages in female *P. textile*
a. Proliferating stage; b. Growing stage; c. Maturing stage; d. Spawning stage; e. Resting stage

2.2 织锦巴非蛤的卵巢发育周年分布规律

织锦巴非蛤卵巢 1 年有 1 个发育周期（表 1）。周年内织锦巴非蛤卵巢发育分为 Ⅰ期（增殖期）、Ⅱ期（生长期）、Ⅲ期（成熟期）、Ⅳ期（排放期）、Ⅴ期（休止期）共 5 个时期。广西北部湾海域织锦巴非蛤卵巢的发育各期周年分布见表 1。织锦巴非蛤的生长群体的增殖期主要出现在 5 月底—7 月中旬，广西北部湾海域全年水温最高为 6 月份，水温在 29.5~30.5℃, 盐度 28.0~31.0，此时织锦巴非蛤卵巢发育较快，大部分个体在 7 月中旬已进入生长期。织锦巴非蛤的生长期为 7—9 月，水温 29.7~29.8℃, 盐度 29.0~31.0。从 9 月—翌年 1 月

为成熟期和排放期，水温 15.6~29.8℃，盐度 27.4~31.0。在此阶段卵巢已经发育成熟，织锦巴非蛤雌性个体开始分批排卵。翌年 1 月底—4 月，织锦巴非蛤卵巢开始退化，进入休止期，水温 15.6~27.5℃，盐度 20.4~10.9。结果表明，广西北部湾北海海域织锦巴非蛤群体的繁殖盛期主要在当年 9 月—翌年 1 月，与水温的变化密切相关。

表 1 广西北部湾海域织锦巴非蛤卵巢发育各期的周年分布

取样日期	卵巢发育分期					总数/个	盐度 ‰	水温/℃
	I	II	III	IV	V			
2020-11-29			2	4		6	27.4	22.0
2020-12-21			5	6		11	27.5	17.2
2021-01-08			2	9	1	12	29.4	15.6
2021-02-24				2	8	10	30.9	17.3
2021-03-18				1	8	9	30.0	21.0
2021-04-22					12	12	30.0	27.5
2021-05-20	2	1			4	7	28.0	29.5
2021-06-23	2	4			4	10	28.4	30.5
2021-07-15	5	6	2			13	29.0	29.7
2021-08-18	3	6	1			10	30.0	29.8
2021-09-17	2	3	5	2		12	31.0	29.8
2021-10-20			13	1		14	29.0	25.5

Tab. 1 Annual distribution of ovarian development stages of *P. textile* in Beibu Gulf of Guangxi

注：Ⅰ-Ⅴ表格内数字为个体数

Notes: Figures in the I-V table are the number of individuals

2.3 织锦巴非蛤卵细胞的发生

根据卵巢组织切片中卵母细胞的位置、大小、形态等，将织锦巴非蛤卵子发生分为卵原细胞、小生长期卵母细胞、大生长期卵母细胞、成熟卵子共 4 个时期。织锦巴非蛤各期卵母细胞发育特点见表 2，各时期雌性生殖细胞特征如图 2 所示。

表 2 织锦巴非蛤卵母细胞的发育特点

Tab. 2 The development features of oocytes of *P. textile*

发育分期	各期发育特点
卵原细胞	位于滤泡壁基膜中，存在于休止期以外的各个时期，以增殖期和生长期数量最多。由滤泡壁上的生殖上皮细胞增殖而来。形状呈椭圆形或圆形，卵径为卵母细胞中最小，细胞卵径约为 0.94 ~8.96 μm，细胞间界限不清晰，但可观察到细胞核。
小生长期卵母细胞	在增殖期、生长期数量最多，出现在滤泡内壁周围。细胞卵径约为 9.51~15.43 μm，前期与滤泡壁相贴合，后期逐渐向滤泡中心朝向，呈葡萄状连接在滤泡壁中，呈长圆形。细胞核中核质膨胀成泡状，逐渐透亮，形成一个生发泡，并开始有卵黄粒的生成。
大生长期卵母细胞	在生长期、成熟期和排放期均可观察到，出现在滤泡周围和靠中央位置，细胞卵径约 15.06~57.20 μm，细胞形态从扁平或不规则逐渐变为梨形或者葡萄状，卵柄变窄，与滤泡壁脱离或仅剩一点柄状连接。细胞核偏向一边，细胞内卵黄粒增多。
成熟卵子	在成熟期、排放期分布最多，成熟卵子形状为球形，成熟卵子间相互挤压，分布在滤泡中央位置。卵径比大生长期的卵母细胞稍大一些，细胞卵径约为 48.78~62.54 μm，呈饱满状，核膜清晰，核仁靠在细胞核的一边、卵黄粒多，大量分布在核质中。

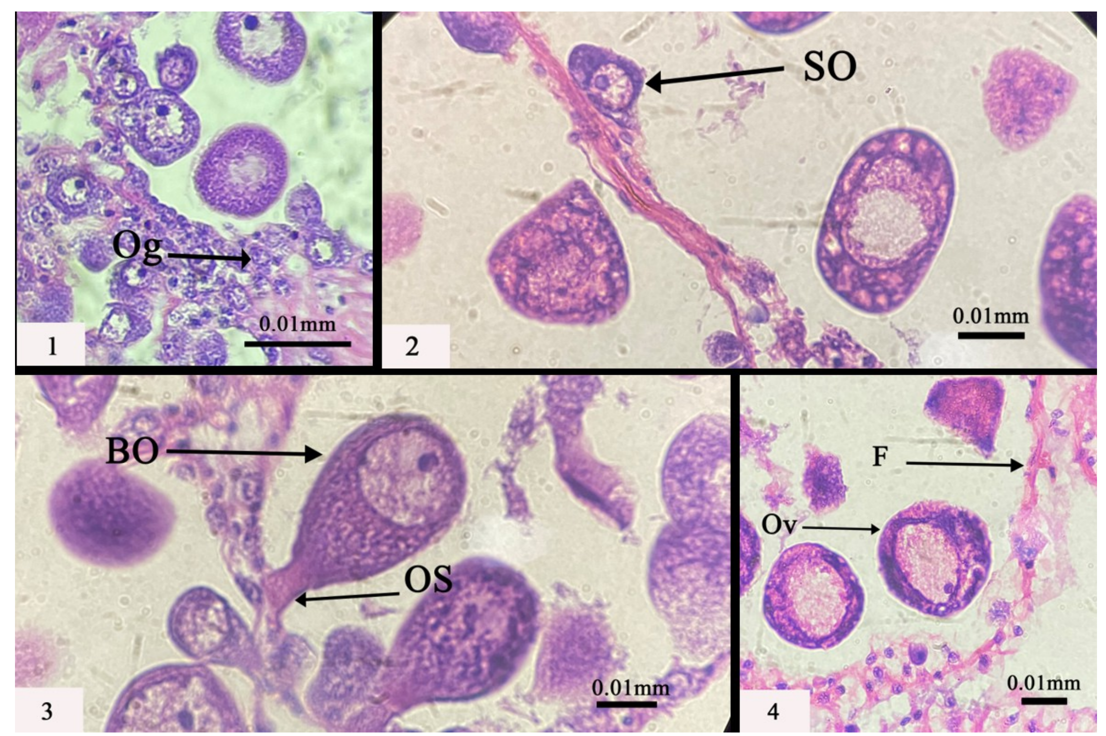


图 2 织锦巴非蛤各期雌性生殖细胞（比例尺 1: 0.01mm）
1. Og: 卵原细胞; 2. Po: 小生长期卵母细胞; 3. So: 大生长期卵母细胞, Os: 卵柄;
4. Ov: 成熟卵子, F: 滤泡壁
Fig. 2 The female reproductive cell of *P. textile* (Bar 1: 0.01 mm)
1. Og: Oogonium; 2. SO. Small growing oocytes; 3. BO. Big growing oocytes, OS. Oocyte stalk; 4.Mature oocytes: Ov; Ovum; F: Follicular wall

2.4 织锦巴非蛤卵黄合成的超微结构观察

在卵黄合成期间，卵母细胞的细胞质中的线粒体、高尔基体等细胞器通过各自方式合成卵黄粒，大部分细胞器在后期转变为卵黄粒。卵母细胞中细胞器的变化过程是卵子发育重要阶段，影响卵母细胞生长与卵黄合成，卵黄合成过程各细胞器的特征如图 3 所示。

2.4.1 内质网

内质网在参与卵黄合成过程中，参与合成卵黄的主要是粗面内质网。细胞核核膜附近有较多的内质网、线粒体集聚在一起，细胞核周围多层结构的内质网正在形成，内质网上附着大量核糖体（图 3-1、图 3-2）。内质网有 2 种形态，一种为层数不一的多层状结构，最多可达十几层。多层状结构的内质网一般中心内凹，两边向前弯曲，且在边缘有卷起，形成一个个包囊。包囊会包裹线粒体等，同时包囊内部电子密度开始增加，开始沉淀卵黄粒。同时后期小胞囊相互融合进行合成卵黄粒（图 3-3、图 3-4）。另一种为环状结构，内质网形成一个圆环状包绕着线粒体，随着线粒体内部嵴开始减少、出现空泡化，线粒体内部开始进行卵黄粒沉积（图 3-5）。环状结构内质网结构不仅围绕在线粒体周围，也包围脂滴最终成为卵黄粒（图 3-4、图 3-11）。

2.4.2 线粒体

卵黄在合成阶段，线粒体有 I 型和 II 型两种类型，在合成前期核膜附近有较多的线粒体集聚在一起，直径约为 0.17~0.37 μm（图 3-1）。在卵黄合成期，卵母细胞胞质内线粒体数量众多，可观察到 II 型线粒体被内质网形成一个圆环状缠绕，随着线粒体内膜向内折起、嵴开始减少、出现空泡化，线粒体内部电子密度增加，开始进行卵黄粒沉积（图 3-5）。同时，II 型线粒体开始沉积卵黄粒时，仍保持着双层膜结构（图 3-12），到后期大部分卵黄粒已经发育成熟，大量分布在卵母细胞胞质中（图 3-10）。

2.4.3 高尔基体复合体

卵黄合成前期细胞质内存在许多大小、形状不一的囊泡，高尔基体复合体形成少量囊泡（图 3-1)。高尔基体复合体为层状扁平囊结构，在卵黄合成期活跃。高尔基基膜从外周逐渐开始解体，出现高尔基体囊泡，囊泡中开始沉淀卵黄粒。囊泡中心为胶状结构，囊泡中胶状物的颗粒不断增加扩大，在高尔基体囊泡内凝聚和加工

后，变成球状浓缩物充满整个高尔基体囊泡，最终成为卵黄粒，高尔基体复合体在后期会出现空泡化，并逐渐退化消失（图 3-6、图 3-8）。

2.4.4 细胞膜系统

在卵黄合成前期核膜为双层膜，细胞核的染色质有聚集成团块的趋势，细胞核约占细胞的 1/3。卵母细胞的膜系统在卵黄合成期也异常活跃，可观察到核膜形状变得凹凸不平，核膜有部分向细胞质外突起，核孔变大，有部分核膜脱离形成一个核膜泡（图 3-9）。同时卵母细胞胞膜内凹，形成吞噬小泡进行胞饮作用，经过胞质内融合等最终合成外源性卵黄粒，可见有卵黄粒在紧靠细胞膜（图 3-7、图 3-9）。

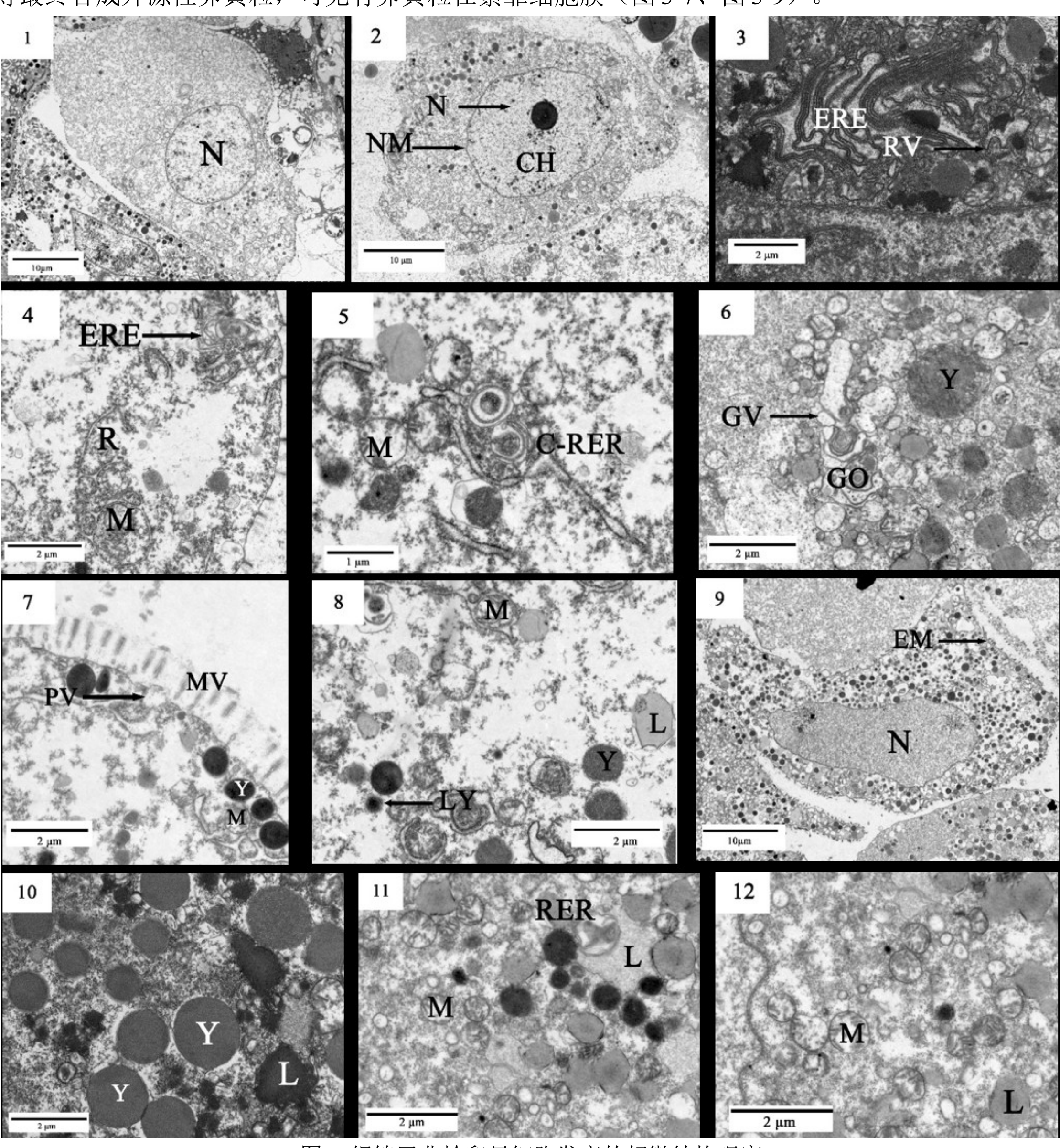


图 3 织锦巴非蛤卵母细胞发育的超微结构观察

1.卵黄合成前期卵母细胞, 示细胞核（N）, ×500; 2. 卵黄合成期卵母细胞, 示细胞核（N）、核膜（NM）、核质（CH）, ×500; 3. 卵黄合成期, 示粗面内质网（ERE）、内质网囊泡（RV）, ×4000; 4. 卵黄合成期, 示粗面内质网（ERE）, 示核糖体（R）, ×4000; 5 . 卵黄合成期, 示圆圈状粗面内质网 （C-ERE）, ×4000; 6. 卵黄合成期, 示高尔基体复合体（GO）、高尔基体囊泡（GV）, ×4000; 7. 卵黄合成期, 微绒毛（MV）、示吞噬小泡（PV）, ×4000; 8. 卵黄合成期, 示脂滴（R）、溶酶体（LY）, ×4000; 9. 卵黄合成后期卵母细胞, 示细胞膜（EM）, ×500; 10. 卵黄合成后期, 示卵黄（Y）、脂滴（L）, ×4000; 11. 卵黄合成后期, 示内质网包围脂滴（L）, ×4000; 12. 卵黄合成后期, 示线粒体空泡化（M）, 脂滴(L) ×4000

Fig. 3 Ultrastructural observation on the development of oocytes in *P. textile*

1. The early period of vitellogenesis oocyte, showing nucleus (N), ×500; 2. The period of vitellogenesis oocyte, showing nucleus (N), nuclear membrane (NM) and chromatin (CH), ×500; 3. At vitellogenic stage, showing rough endoplasmic reticulum (RER) and rough endoplasmic reticulum vesicles (RV), ×4000; 4. At vitellogenic stage, showing rough endoplasmic reticulum (RER), ribosome (R), ×4000; 5. At vitellogenic stage, showing Circled rough endoplasmic reticulum (C-RER), ×4000; 6. At vitellogenic stage, showing golgi complex (GO) and Golgi vesicle (GV), ×4000; 7. At vitellogenic stage, showing microvilli (MV) and pinocytosis vesicles (PV), ×4000; 8. At vitellogenic stage, showing lipid droplet (L) and lysosome (LY), ×4000; 9. The late period of

vitellogenesis oocyte, showing cell membrane (EM), ×500; 10. At postvitellogenic stage, showing yolk granules (Y) and lipid droplet (L), ×4000; 11. At postvitellogenic stage, showing Endoplasmic reticulum surrounds lipid droplets (L), ×4000; 12. At postvitellogenic stage, showing cavitation of mitochondria, lipid droplet (L), ×4000

织锦巴非蛤卵黄的合成在小生长期卵母细胞和大生长期卵母期间进行，同时根据卵母细胞内线粒体、高尔基体等细胞器的变化及卵黄粒的成熟程度等，将卵黄合成分为卵黄合成前期、卵黄合成期、卵黄合成后期 3 个时期，各期特点见表 3。

表 3 织锦巴非蛤各期卵母细胞特征

Tab. 3 The characteristics of oocytes at different stages of *P. textile*

时期	细胞特点	细胞器特点	卵黄特点
卵黄合成前期	可见卵质有一部分为变窄狭长，变为滤泡壁相连的卵柄。形状为椭圆形或梨形。细胞核的染色质有聚集成团块的趋势，同时卵母细胞胞质内存在许多大小、形状不一的囊泡。	卵母细胞胞质中可观察到线粒体等细胞器，高尔基体复合体开始形成。粗面内质网形成少量囊泡。脂滴的数量开始增多。	此时有少量卵黄粒在合成，卵黄粒无膜结构，体积较小，呈球状。同时胞质周围有大量的糖原颗粒分布。
卵黄合成期	此期细胞形状不规则，多为长椭圆形。卵母细胞表面微绒毛发达。卵母细胞胞质内有大量内质网、线粒体等细胞器。卵母细胞内卵黄开始积累。	卵母细胞中细胞器数量多。内质网发达，分为层状和环状结构，环状结构还会包围脂滴进行卵黄粒的合成。高尔基体复合体在边缘形成囊泡，包囊包裹线粒体等进行卵黄粒沉淀。	此时卵黄大量合成，卵黄的来源多种，形状与大小不一，不同来源的卵黄粒沉积程度有差别。
卵黄合成后期	此期卵母细胞多为圆形，胞质内充满卵黄粒，卵黄饱满，成熟卵细胞相互挤压，细胞核清晰、有少部分可观察到存在 2 个核仁。	卵母细胞中细胞器数量大幅减少。内质网和高尔基体复合体等细胞器特征已经不明显，形成包囊。II 型线粒体内部脊消失，出现空泡化，合成卵黄粒。	大量卵黄分布在成熟卵子内，多为球形，大部分发育成熟。卵黄粒在卵母细胞内呈现饱满状 ，数量多、体积大。

3 讨论

3.1 织锦巴非蛤的卵巢发育分期与繁殖周期

正确划分贝类的卵巢发育分期，有利于了解和掌握贝类的卵巢规律发育与繁殖季节，为贝类人工繁育和养殖提供参考。双壳贝类的卵巢发育具有一致性，历经卵巢组织的发生、发展、成熟和退化（庄启谦， 2001）。在划分双壳贝类卵巢分期时，卵巢的成熟受到水温和盐度等外界因素和个体的发育程度等内部因素所影响，会有部分个体的发育提前或延后（柯巧珍 等，2012）。本研究结果表明，织锦巴非蛤同一批个体的卵巢发育程度不完全一致，且同一个个体内卵巢的各个滤泡发育程度情况也略有差异。一般是以卵巢整体或群体的卵巢发育程度状况来划分（庄启谦，2001）。因此，将织锦巴非蛤雌性群体的卵巢发育情况为主要依据划分繁殖时期。在双壳贝类中，根据卵巢的发育特点将卵巢发育分期分为 4 期、5 期或 6 期等（庄启谦，2001）。有研究表明，风信标扇贝（*Patinopecten caurinus*）（朱星海 等，2019）、中国蛤蜊（*Mactra chinensis*）（刘相全 等，2007）等将卵巢发育大致划分为增殖期、生长期、成熟期、休止期共 4 个时期。钝缀锦蛤（巫旗生 等，2017；连昌朋 等，2022）、紫石房蛤（*Saxidomus purpuratus*）（Bi et al，2016）等将卵巢发育大致划分为增殖期、生长期、成熟期、排放期、休止期共 5 个时期。四角蛤蜊（*Mactra veneriformis*）（柯巧珍 等，2012）、薄片镜蛤（Nie et al，2016）等将卵巢发育过程划分休止期、形成期、增殖期、成熟期、排放期、耗尽期共 6 个时期。依据织锦巴非蛤滤泡中不同发育时期的卵细胞占比及滤泡、结缔组织等相关特点，本研究结果表明，织锦巴非蛤群体的卵巢发育分期与钝缀锦蛤（连昌朋 等，2022）、紫石房蛤（Bi et al，2016）相似，也划分为增殖期、生长期、成熟期、排放期、休止期 5 个时期。同种贝类在不同地区也可能存在不一样的分期划分，李霞等（2007）对大连和福建地区的菲律宾蛤仔（*Ruditapes philippinarum*）研究表明，大连地区的菲律宾蛤仔卵巢分期为增殖期、生长期、成熟期、排放期、休止期，但福建地区的菲律宾蛤仔未存在有休止期特征，而是在排放期后有 1 个生殖后期。刘相全等（2007）将山东丁字湾海区的中国蛤蜊卵巢发育划分为 4 个时期，杨林等（2010）将山东海阳海区的中国蛤蜊卵巢发育划分为 6 个时期，这可能是不同海域的水温、盐度等环境影响卵巢发育而导致的。

3.2 织锦巴非蛤的卵巢周年发育及卵巢成熟影响因素

双壳贝类在繁殖周年内可能会存在多个卵子排放高峰期（宁军号 等，2015；巫旗生 等，2017）。帘蛤科种类大多数在繁殖周期中呈现 1~2 个生殖高峰（庄启谦，2001）。巫旗生等（2017）研究表明雌性钝缀锦蛤在繁殖季节 8 月至翌年 3 月有 2 个排卵盛期，分别在 10—11 月和翌年 3 月。Bi 等（2016）研究了紫石房蛤的繁殖

周期，表明主要产卵季节在6—10月，产卵高峰在8月。本研究表明，织锦巴非蛤卵巢成熟的产卵季节在当年9月—翌年1月，而不同于施氏獭蛤（*Lutraria sieboldii*）（曹伏君 等，2012）、钝缀锦蛤（连昌朋 等，2022）等贝类一年内都会存在有卵巢成熟的个体。邹杰等（2019）利用织锦巴非蛤亲贝在9月和11月进行人工种苗培育和浅海养殖实验，其亲贝种苗繁育阶段与本研究所确定的卵巢发育周期结果相一致。

双壳贝类的卵巢成熟由许多因素共同决定，如水温、盐度、饵料丰度等，卵巢发育受营养和水温两方面影响最大（Liu et al，2010）。根据有效积温法则，贝类卵巢发育需要发育起点温度以上（赵雯 等，2022），海区水温对于贝类的卵巢发育有着重要影响。本研究表明，广西北部湾织锦巴非蛤的卵巢随着海区水温升高的同时，卵巢发育进入增殖期与生长期，在水温最高的5—9月，卵巢、卵子快速发育，进入成熟期，这与偏顶蛤（宁军号 等，2015）、钝缀锦蛤（连昌朋 等，2022）等贝类在较高水温条件下卵巢快速成熟的情况一致。织锦巴非蛤在9月进入排卵期，在此期间进行卵子排放。有些双壳贝类需要较高的水温条件刺激才能进入排卵期。偏顶蛤在8月份逢雨季且水温超过20℃时进入排卵期（宁军号 等，2015）。钝缀锦蛤的卵巢8月初已经发育成熟，一直持续到次年3月，期间分批产卵（巫旗生等，2017）。连昌朋等（2022）研究表明缀锦蛤在海区3月份水温升高后，钝缀锦蛤卵子进行大量排放。白胡木吉力图等（2008）研究表明青蛤（*Cyclina sinensis*）卵巢发育的生长后期水温为19.0~24.0℃，产卵水温在24.0℃以上。吴加莹等（2022）对织锦巴非蛤稚贝温度适应性研究结果表明，稚贝的适宜生长温度范围在16.62~31.14 ℃，最适生长温度范围24.0~28.0 ℃，在适宜生存温度范围内明显偏向高温端。本研究表明，广西北部湾北海海域水温终年较高，水温在15.6~30.5℃，冬季仍保持较高的水温，较适合织锦巴非蛤卵巢的生殖发育。

3.3 织锦巴非蛤卵黄的发生

双壳贝类的卵黄合成是卵子发育重要阶段，内质网、线粒体等细胞器合成卵黄粒是重要研究内容。廖承义等（1983）研究表明栉孔扇贝（*Chlamys farreri*）卵子发育过程中不同时期划分标志为卵黄粒的合成，将卵母细胞分为无卵黄期、卵黄形成前期和卵黄形成后期3个阶段。本研究中，织锦巴非蛤的卵黄合成过程分为3个阶段，即卵黄合成前期、卵黄合成期、卵黄合成后期，这与钝缀锦蛤（连昌朋 等，2022）、鸡帘蛤（*Chamelea gallina*）（Erkan et al，2009）等贝类卵黄的合成阶段基本一致。同时，在织锦巴非蛤卵母卵黄合成期内质膜活跃，微绒毛发达，并有吞噬小泡形成，且在卵母细胞靠细胞膜位置有卵黄粒生成，表明织锦巴非蛤的卵黄来源有包含卵母细胞体外来源。双壳贝类的卵黄合成可以自身合成，也可以异源合成，或者两者兼有，但自身合成卵黄在卵黄合成中占主导地位（Erkan et al，2009），这在其它贝类上也有类似的情况。Ni等（2014）研究表明福建牡蛎（*C. angulata*）中卵黄蛋白为周围的滤泡细胞中合成，并且卵母细胞通过胞吞等方式吸收。Erkan等（2009）研究表明，鸡帘蛤的卵黄除了体内细胞器合成外，卵母细胞强烈内吞作用有助于异质卵黄的合成。

有研究表明，卵黄的内源性来源主要是卵母细胞内线粒体、高尔基体，溶酶体等细胞内部细胞器经过一系列变化成为卵黄粒（顾海龙 等，2013；上官步敏 等，1995）。在织锦巴非蛤卵黄合成中内质网和线粒体是合成卵黄粒的重要细胞器，卵黄合成过程中线粒体从多到少、由结构完整到不完整，多层状和圆圈状内质网包裹线粒体等合成卵黄粒。高尔基体在卵黄合成期活跃，是卵黄粒合成的重要细胞器，高尔基体复合体数量和结构上出现由少到多再到少的变化，由不完整到完整再到不完整的变化特点。内质网和高尔基体等细胞器的形状和数量的变化反映了卵母细胞卵黄合成代谢活动强弱的变化。织锦巴非蛤卵母细胞中内质网、线粒合成卵黄的方式与钝缀锦蛤（连昌朋 等，2022）、泥螺（*Bullacta exarata*）（应雪萍 等，2001）等基本一致。连昌朋等（2022）研究表明钝缀锦蛤卵细胞在卵黄合成过程中，细胞器的变化有可能直接或间接影响卵黄粒合成与卵子发育。吴明灿等（2015）研究表明糙海参（*Holothuria scabra*）内源性卵黄合成的最主要细胞器是高尔基体、线粒体及核糖体。泥蚶合成卵黄粒的过程中主要细胞器为线粒体和粗面内质网（顾海龙 等，2013）。在本研究表明，织锦巴非蛤卵母细胞内的线粒体分为Ⅰ型和Ⅱ型，前者在卵黄合成期大量存在，其呼吸代谢旺盛，主要起细胞呼吸作用，Ⅱ型线粒体的内膜和嵴逐渐消失，为球形或卵圆形颗粒，称为线粒体型卵黄粒，这与缢蛏（*Sinonovacula constricta*）（上官步敏 等，1995）、泥螺（应雪萍 等，2001）等卵黄合成过程中线粒体变化相似。

参考文献 References

白胡木吉力图, 马汝河, 高悦勉, 等, 2008. 大连海区青蛤的性腺发育和生殖周期[J]. 大连水产学院学报, 23(3): 196-199. BAIHUMU JILITU, MA RUHE, GAO YUEMIAN, et al, 2008. The gonadal development and reproductive cycle of clam *Cyclina sinensis* in coasta Dalian[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 23(3): 196-199 (in Chinese with English abstract).

曹伏君, 刘 永, 张春芳, 等, 2012. 施氏獭蛤 (*Lutraria sieboldii*)性腺发育和生殖周期的研究[J]. 海洋与湖沼, 43(5): 976-982. CAO FUJUN, LIU YONG, ZHANG CHUNFANG, et al, 2012. Studies on the sex gonad development and reproductive cycle of *Lutraria sieboldii*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 43(5): 976-982 (in Chinese with English abstract).

邓正华, 翟子钦, 魏海军, 等, 2022. 织锦巴非蛤幼虫对不同种类单胞藻的摄食和消化效果[J]. 南方农业学报, 53(5): 1448-1556. DENG ZHENGHUA, ZHAI ZIQIN, WEI HAIJUN, et al, 2022. Effects of *Paphia textile* larvae on ingestion and digestion of different microalgae species[J]. Journal of Southern Agriculture, 53(5): 1448-1556 (in Chinese with English abstract).

顾海龙, 林志华, 沈伟良, 等, 2013. 泥蚶初级卵母细胞发育及卵黄发生的超微结构研究[J]. 海洋科学, 37(1): 49-53. GU HAILONG, LIN ZHIHUA, SHEN WEILIANG, et al, 2013. Ultrastructural studies on the development of primary oocytes and vitellogenesis of *Tegillarca granosa*[J]. Marine Sciences, 37(1): 49-53 (in Chinese with English abstract).

柯巧珍, 李琪, 闫红伟, 等, 2012. 山东北部沿海四角蛤蜊性腺发育年周期研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 42(11): 28-34. KE QIAOZHEN, LI QI, YAN HONGWEI, et al, 2012. Annual observation on the reproduction of surf clam (*mactra venerformis*) inhabiting the north coast of shandong peninsula[J]. Periodical of Ocean University of China, 42(11): 28-34 (in Chinese with English abstract).

连昌朋, 吴韬, 王超奇, 等, 2022. 广西北海营盘钝缀锦蛤(*Tapes conspersus*)卵巢发育、卵子和卵黄发生的研究[J]. 热带海洋学报, 41(5), 170-179. LIAN CHANGPENG, WU TAO, WANG CHAOQI, et al, 2022. Ovarian development, histology of oogenesis and yolk formation of *Tapes conspersus* from the Beihai Yinpan, Guangxi[J]. Journal of Tropical Oceanography, 41(5), 170-179 (in Chinese with English abstract).

廖承义, 徐应馥, 王远隆, 等, 1983. 栉孔扇贝的生殖周期[J]. 水产学报, 7(1): 1-13. LIAO CHENGYI, XU YINGFU, WANG YUANLONG, et al, 1983. Reproductive cycle of the scallop *Chlamys farreri* (Jones et Preston) at Qingdao [J]. Journal of Fisheries of China, 7(1): 1-13 (in Chinese with English abstract).

刘海娟, 陈瑞芳, 曾梦清, 等, 2022. 织锦巴非蛤人工养殖技术研究[J]. 科学养鱼, 11: 61-63. LIU HAIJUAN, CHEN RUIFANG, ZENG MENGQING, et al, 2022. Study on the artificial culture technology of *Paphia textile*[J]. Scientific Fish Farming, 11: 61-63 (in Chinese with English abstract).

吕敏, 李琪, 2022. 山东田横岛海域长牡蛎性腺发育及生化成分周年变化[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 52(2): 33-40. LV MIN, LI QI, 2022. Seasonal variations of gonadal development and biochemical components of *Crassostrea gigas* in Tianheng island sea area, Shandong[J]. Periodical of Ocean University of China, 52(2): 33-40 (in Chinese with English abstract).

赖胜琪, 尹 聪, 邱炬维, 等, 2022. 北部湾沿海织锦巴非蛤不同地理群体形态差异研究[J]. 广东农业科学, 49(7): 105-112. LAI SHENGQI, YIN CONG, QIU JUWEI, et al, 2022. Morphological Variation Analysis of Different *Paphia textile* Geographical Populations Along the Coast of Beibu Gulf[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 49(7): 105-112 (in Chinese with English abstract).

李霞, 梁峻, 闫喜武, 2007. 人工控温促熟条件下不同海域菲律宾蛤仔的性腺发育[J]. 水产学报, 31(6): 853-859. LI XIA, LIANG JUN, YAN XIWU, et al, 2007. The relationship between water temperature and periodic variation of histology with gonad development of Manila clam *Ruditapes philippinarum* in different redions[J]. Journal of Fisheries of China, 31(6): 853–859 (in Chinese with English abstract).

刘相全, 方建光, 包振民, 等, 2007. 中国蛤蜊繁殖生物学的初步研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 37(1): 89-92. LIU XIANGQUAN, FANG JIANGUANG, BAO ZHENMIN, et al, 2007. A preliminary study on the reproductive biology of *Mactra chinensis* Philippi[J]. Periodical of Ocean University of China, 37(1): 89-92 (in Chinese with English abstract).

李庆昌, 刘坦, 陈小明, 等, 2016. 织锦巴非蛤斧足颜色与总类胡萝卜素含量相关分析[J]. 海洋科学, 40(10): 120-125. LI QINGCHANG, LIU TAN, CHEN XIAOMING, et al, 2016. Correlation analysis of the color and total carotenoid content in *Paphia textile* foot tissue[J]. Marine Sciences, 40(10): 120-125 (in Chinese with English abstract).

栗志民, 刘志刚, 韩伟贤, 2011. 织锦巴非蛤稚贝盐度适应性研究[J]. 海洋科学, 35(10): 96-102. LI ZHIMIN, LIU ZHIGANG, HAN WEIXIAN, et al, 2011. Salinity adaptability of *Paphia textile* spats at different salinity levels[J]. Marine Sciences, 35(10): 96-102 (in Chinese with English abstract).

宁军号, 常亚青, 宋坚, 等, 2015. 偏顶蛤的性腺发育和生殖周期[J]. 中国水产科学, 22(3): 469-477. NING JUNHAO, CHNAG YAQING, SONG JIAN, et al, 2015. Gonadal development and the reproductive cycle of *Modiolus modiolus*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 22(3): 469-477 (in Chinese with English abstract).

上官步敏, 刘正琮, 1995. 缢蛏卵母细胞卵黄发生过程的超微结构研究[J]. 海洋与湖沼, 26(1): 48-52. SHANGGUAN BUMIN, LIU ZHENGCONG, 1995. Ultastructural studies on the formation of yolk golk globule of the oocyte *Sinonovacula constricta* [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 26(1): 48-52 (in Chinese with English abstract).

闻海波, 孙光兴, 丁图强, 等, 2020. 淮河橄榄蛏蚌繁殖类型与性腺发育观察[J]. 中国水产科学, 27(10): 1156-1160. WEN HAIBO, SUN GUANGXING, DING TUQIANG, et al, 2020. Reproductive type and gonad development in the threatened freshwater mussel *Solenaia oleivora* (Heude) from the Huaihe River[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 27(10): 1156-1160 (in Chinese with English abstract).

吴加莹, 戴明姝, 刘志刚, 等, 2022. 温度对织锦巴非蛤稚贝生存和生长的影响[J]. 南方水产科学, 19(2): 1-8. WU JIAYING, DAI MINGSHU, LIU ZHIGANG, et al, 2022. Effects of temperature on survival and growth of *Paphia textile* juveniles[J]. South China Fisheries Science, 19(2): 1-8 (in Chinese with English abstract).

吴明灿, 张立, 潘英, 等, 2015. 糙海参卵子发生及卵黄发生的超微结构[J]. 热带海洋学报, 34(3): 68-74. WU MINGCAN, ZHANG LI, PAN YING, et al, 2015. Ultrastructure of oogenesis and vitellogenesis of sea cucumber *Holothuria scabra*[J]. Journal of Tropical Oceanography, 34(3): 68-74 (in Chinese with English abstract).

巫旗生, 文宇, 曾志南, 等, 2017. 钝缀锦蛤繁殖周期和胚胎发育[J]. 中国水产科学, 24(3): 488-496. WU QISHENG, WEN YU, ZENG ZHINAN, et al, 2017. The reproductive cycle and embryonic development of the bivalve mollusk *Tapes conspersus*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 24(3): 488-496 (in Chinese with English abstract).

徐凤山, 张素萍, 2008. 中国海产双壳类图志[M]. 北京: 科学出版社: 244-245. XU FENGSHAN, ZHANG SUPING, 2008. An Illustrated Bivalvia Mollusca Fauna of China Seas[M]. Beijing: Science Press: 244-245 (in Chinese with English abstract).

杨林, 李琪, 闫红伟, 等, 2010. 山东沿海中国蛤蜊的繁殖生物学特性[J]. 中国水产科学, 17(3): 514-520. YANG LIN, LI QI, YAN HONGWER, et al, 2010. Reproductive characteristics of clam (*Mactra chinensis*) along coast of Shandong Province[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 17(3): 514-520 (in Chinese with English abstract).

应雪萍, 杨万喜, 2001. 泥螺卵黄发生过程中线粒体的变化[J]. 动物学研究, 22(5): 378-382. YING XUEPING, YANG WANXI, 2001. Mitochondrial Changes During Vitellogenesis in Oocytes of *Bullacta exarata*[J]. Zoological Research, 22(5): 378-382 (in Chinese with English abstract).
邹杰, 彭慧婧, 杨家林, 2019. 织锦巴非蛤人工种苗培育及浅海养殖试验[J]. 科学养鱼, 10: 57-58. ZOU JIE, PENG HUIJING, YANG JIALIN, 2019. Experiment on artificial propagation and culture in shallow sea of *Paphia textile* [J]. Scientific Fish Farming, 10: 57-58 (in Chinese with English abstract).
曾庆民, 赵虹博, 邓素贞, 等, 2022. 织锦巴非蛤不同颜色斧足的转录组[J]. 水产学报, 46(9): 1562-1571. ZENG QINGMIN, ZHAO HONGBO, DENG SUZHEN, et al, 2022. Transcriptome analysis of *Paphia textile* with different foot colors[J]. Journal of Fisheries of China, 46(9): 1562-1571 (in Chinese with English abstract).
庄启谦, 2001. 中国动物志 软体动物门 双壳纲 帘蛤科[M]. 北京: 科学出版社: 53-54. ZHUANG QIQIAN, 2001. Zoology of China, Mollusca, Bivalvia, Veneridae [M]. Beijing: Science Press: 53-54 (in Chinese with English abstract).
赵雯, 车宗豪, 刘括, 等, 2022. 日本海神蛤(*Panopea japonica*)性腺发育生物学零度及有效积温研究[J]. 海洋科学, 46(10): 78-84. ZHAO WEN, CHE ZONGHAO, LIU KUO, et al, 2022. Biological zero degree and effective accumulated temperature of the geoduck clam *Panopea japonica*[J]. Marine Sciences, 46(10): 78-84 (in Chinese with English abstract).
朱星海, 孙红振, 杨祖晶, 等, 2019. 风信标扇贝的性腺发育与繁殖周期规律研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 49(2): 52-58. ZHU XINGHAI, SUN HONGZHEN, YANG ZUJING, et al, 2019. Studies on Gonadal Development and the Reproductive Cycle of *Patinopecten caurinus*[J]. Periodical of Ocean University of China, 49(2): 52-58 (in Chinese with English abstract).
翟子钦, 喻达辉, 白丽蓉, 等, 2022. 织锦巴非蛤形态形状对体质量的影响[J]. 广东农业科学, 49(3): 113-119. ZHAI ZIQIN, YU DAHUI, BAI LIRONG, 2022. Effects of Morphological Traits on Body Mass of *Paphia textile*[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 49(3): 113-119 (in Chinese with English abstract).
AEGERTER S, JAKABERT B, 2004. Effects of post-ovulatory oocyte ageing and temperature on egg quality and on the occurrence of triploid fry in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*[J]. Aquaculture, 231(1-4): 59-71.
AGNESE M, VERDERAME M, MEO E D, 2013. A Network System for Vitellogenin Synthesis in the Mussel *Mytilus galloprovincialis* (L.) [J]. Jouranal of Cellular Physiology, 228 (3) : 547-555.
BI JIN HONG, LI QI, ZHANG XIN JUN, et al, 2016. Seasonal Variation of Biochemical Components in Clam (*Saxidomus purpuratus* Sowerby 1852) in Relation to Its Reproductive Cycle and the Environmental Condition of Sanggou Bay, China[J]. Oceanic and Coastal Sea Research, 15 (2): 341-350.
CHEN JIAN, DENG ZHEN HUA, WEI HAI JUN, et al, 2021. Spermatozoa Morphology and Embryo Development of Four Species of Bivalves from Beibu Gulf[J]. Tuikish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 21(2): 51-61.
CHEN XIAO MING, LI JIA KAI, XIAO SHI JUN, et al, 2016. De novo assembly and characterization of foot transcriptome and microsatellite marker development for *Paphia textile*[J]. Gene, 576: 537-543.
ERKAN E, 2009. Ultrastructure of ovary and oogenesis in *Chamelea gallina* (Linné, 1758) (Bivalvia, Veneridae) [J]. Invertebrate Reproduction & Development, 53(4): 201-209.
LIU WEN GUANG, LI QI, GAO FENG XIANG, et al, 2010. Effect of starvation on biochemical composition and gametogenesis in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. Fisheries Science, 76(5): 737- 745.
NI JIAN BIN, ZENG ZHEN, KONG DE ZHEN, et al, 2014. Vitellogenin of Fujian oyster, *Crassostrea angulata*: Synthesized in the ovary and controlled by estradiol-17β[J]. General and Comparative Endocrinology, 202: 35-43.
NIE HONG TAO, LU YAO, LIU HAI, et al, 2016. Seasonal Variations in Biochemical Composition of the Clam *Dosinia corrugate* in Relation to the Reproductive Cycle and Environmental Conditions[J]. Journal of Shellfish Research, 35(2): 369-377.
QIN YAN PING, LI XING YOU, LI JUN, et al, 2021. Seasonal variations in biochemical composition and nutritional quality of *Crassostrea hongkongensis*, in relation to the gametogenic cycle[J]. Food Chemistry, 356: 129736.
YURCHENKO O V, KALACHEV A V, 2019. Morphology of nutrient storage cells in the gonadal area of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) [J]. Tissue and Cell, 56: 7-13.